"نشریه علوم زراعی ایران"
جلد بیست و پنجم، شماره ۳، پاییز ۱۴۰۲

مقاله پژوهشی

ارزیابی صفات بیوشیمیایی و عملکرد دانه ارقام آفتابگردان (*Helianthus annuss* L.) در واکنش به تنش گرمای انتهای فصل در منطقه اهواز

Evaluation of biochemical traits and seed yield of sunflower (*Helianthus annuss* L.) cultivars in response to terminal heat stress in Ahvaz, Iran

بهنوش شیخ‌ممو[۱]، افراسیاب راهنما[۲] و پیمان حسیبی [۳]

چکیده

شیخ‌ممو، ب.، ا. راهنما و پ. حسیبی. ۱٤۰۲. ارزیابی صفات بیوشیمیایی و عملکرد دانه ارقام آفتابگردان (*Helianthus annuus* L.) در واکنش به تنش گرمای انتهای فصل در منطقه اهواز. **نشریه علوم زراعی ایران. ۲۵ (۳): ۲۹۳ -۲۷۵.**

تنش گرما باعث بروز مجموعه‌ای از تغییرات بیوشیمیایی، فیزیولوژیکی و مولکولی در گیاهان شده و بر رشد و نمو گیاه اثر می‌گذارد. به‌منظور بررسی اثر تنش گرمای انتهای فصل بر صفات بیوشیمیایی و عملکرد دانه ارقام آفتابگردان، آزمایش مزرعه‌ای در سال زراعی ۹۷-۱۳۹٦ به‌صورت کرت‌های خرد شده در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی در سه تکرار در دانشکده کشاورزی دانشگاه شهید چمران اهواز اجرا شد. سه تاریخ کاشت ۲۰ آبان، ۲۰ آذر و ۲۰ دی در کرت‌های اصلی و پنج رقم آفتابگردان قاسم، فانتازیا، پروگرس، لاکومکا و شمس در کرت‌های فرعی در نظر گرفته شدند. زمان کاشت به‌هنگام (مطلوب) با شرایط دمایی مناسب به‌عنوان شاهد و زمان کاشت‌های تأخیری و دیرهنگام به‌عنوان تنش گرمای متوسط و شدید در نظر گرفته شدند که در آنها دوره گلدهی و پر شدن دانه با تنش گرمای انتهای فصل مواجه بود. نتایج نشان داد که تنش گرمای انتهای فصل در کشت تأخیری و دیرهنگام در مقایسه با کشت به‌هنگام، باعث کاهش معنی‌دار محتوای کاروتنوئیدها (به‌ترتیب ۲۷ و ٥٦ درصد)، عملکرد دانه (به‌ترتیب ۳۰ و ۳۲ درصد) و روغن دانه (به‌ترتیب ۱۸ و ۲۸ درصد) و افزایش فعالیت آنزیم کاتالاز (به ترتیب ٦۳ و ٥٥ درصد)، پراکسیداز (به‌ترتیب ۱۰۷ و ٥٦ درصد)، سوپراکسید دیسموتاز (به‌ترتیب ٤۳ و ٦۷ درصد) و محتوای کربوهیدرات‌های محلول (به‌ترتیب ۱۸ و ۳۰ درصد) و مالون دی آلدئید (به‌ترتیب ٤٦ و ۹۸ درصد) شد. بین ارقام آفتابگردان تفاوت معنی‌داری از نظر صفات مورد مطالعه وجود داشت. رقم لاکومکا با بیشترین مقدار شاخص‌های فیزیولوژیک و بیوشیمیایی کارآمد مانند محتوای کلروفیل، فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدانی و محتوای کربوهیدرات‌های محلول و کمترین محتوای مالون دی‌آلدئید، دارای بالاترین عملکرد دانه (۱۵۷۹ کیلوگرم در هکتار) و روغن دانه (٦۰۸ کیلوگرم در هکتار) بود. رقم پروگرس در شرایط تنش گرما، کمترین درصد کاهش عملکرد دانه و روغن را داشت، در عین حال رقم لاکومکا علیرغم کاهش بیشتر عملکرد دانه و روغن در شرایط تنش، در هر سه زمان کاشت نسبت به رقم پروگرس برتری داشته و برای کاشت‌های به‌هنگام، تأخیری و دیرهنگام مناسب‌تر به‌نظر می‌رسد.

واژه‌های کلیدی: آفتابگردان، تنش گرما، روغن دانه، فعالیت آنتی اکسیدانی و کربوهیدرات‌های محلول

تاریخ دریافت: ۱۴۰۲/۰۳/۱۵ تاریخ پذیرش: ۱۴۰۲/۰۹/۲۵ این مقاله مستخرج از پایان نامه کارشناسی ارشد نگارندهٔ اول می باشد

۱- دانش‌آموختهٔ کارشناسی ارشد دانشکده کشاورزی دانشگاه شهید چمران اهواز، اهواز، ایران
۲- دانشیار دانشکده کشاورزی دانشگاه شهید چمران اهواز، اهواز، ایران (مکاتبه کننده) (پست الکترونیک: a.rahnama@scu.ac.ir)
۳-دانشیار دانشکده کشاورزی دانشگاه شهید چمران اهواز، اهواز، ایران

Evaluation of biochemical traits and seed yield of sunflower (*Helianthus annuss* L.) cultivars in response to terminal heat stress in Ahvaz, Iran

Sheikh Mamo, B.[1], A. Rahnama[2] and P. Hassibi[3]

ABSTRACT

Sheikh Mamo, B., A. Rahnama and P. Hassibi. 2023. Evaluation of biochemical traits and seed yield of sunflower (*Helianthus annuus* L.) cultivars in response to terminal heat stress in Ahvaz, Iran. **Iranian Journal of Crop Sciences. 25(3): 275-293. (In Persian).**

Introduction: Climate change is a very serious threat to crops production in all regions around the world. Heat stress is a consequence of climate change that affects biochemical, physiological and molecular processes of crop plants, causing alterations in crop growth, development, and productivity. Terminal heat stress is the most widespread and type of heat stress in the world that limits crop productivity and ultimately food security. Sunflower is moderately tolerant to heat stress. It can tolerate higher temperatures without suffering from heat stress. However, sunflower is more susceptible to heat stress from early flowering to grain filling. Hence, it may be severely damaged when exposed to terminal heat stress. Biochemical and physiological responses in crop plants are modified under heat stress. It has been shown that tolerance to heat stress in crop plants is associated with an increase in antioxidant enzyme activities. The physiological and biochemical responses to heat stress vary among crop plant species and genotypes which can be used for development of cultivars with high temperature tolerance in crop plants.

Materials and Methods: This experiment was carried out in 2017-2018 growing season in Ahvaz, Iran, using as split-plot arrangement in randomized complete block design with three replications. Main plots consisted of three sowing date including; 11th November, 11th December and 11th Janauary, and five sunflower cultivars including; Qasem, Fantasia, Shams, Lakomka and Progress were randomized in sublpots. Sowing on 11th November was considered as normal sowing date, and sowing on 11th December and 11th January were delayed and late sowing dates, respectively. In the two latter sowing dates, flowering and grain filling periods were exposed to moderate and severe terminal heat stress.

Results: Terminal heat stress in delayed and late sowing dates caused significant reduction in carotenoid content (27% and 56%, respectively), seed yield (30% and 32%, respectively) and oil yield (18% and 28%, respectively), but increased catalase (63% and 55%, respectively), peroxidase (107% and 56%, respectively) and superoxide dismutase (43% and 67%, respectively) enzyme activities, carbohydrate concentrations (18% and 30%, respectively) and malondialdehyde concentration (46% and 98%, respectively), when compared to normal sowing date. There was significant differences among sunflower cultivars for most of studied traits. Lakomka cultivar with the highest values of biochemical and physiological indices such as chlorophylle content, antioxidant enzyme activities and carbohydrates concentration and with the lowest malondialdehyde concentration had the highest seed yield (1579 kg.ha^{-1}) and oil yield (608 kg.ha^{-1}) under terminal heat stress.

Conclusion: Exposure to moderate and severe terminal heat stress differently influenced physiological and biochemical traits in sunflower cultivars. The severity of terminal heat stress played an important role in the cultivars responses. Progress cultivar had the lowest reduction in oil and seed yield under terminal heat stress, however, cv. Lakomka showed highest seed and oil yield in all three sowing dates. Therefore, it can be concluded that cv. Lakomka is suitable for being sown in normal, delayed and late sowing dates due to least variability in its seed yield.

Key words*:* Antioxidant activity, Heat stress, Seed oil content, Soluble carbohydrates and Sunflower

Received: October, 2023 **Accepted: December, 2023**

1. Former MSc Student, Shahid Chamran University of Ahvaz, Ahvaz, Iran

2. Associate Prof., Shahid Chamran University of Ahvaz, Ahvaz, Iran (Corresponding author) (Email: a.rahnama@scu.ac.ir)

3. Associate Prof., Shahid Chamran University of Ahvaz, Ahvaz, Iran

مقدمه

در بین تنش‌های غیرزیستی و محیطی، دماهای بالا و پایین اثرات نامطلوبی بر گیاهان زراعی داشته و باعث کاهش عملکرد و میزان تولید محصول می‌شوند. تنش گرمای ناشی از دماهای بالا یکی از مهم‌ترین محدودیت‌های تولید محصولات کشاورزی حال و آینده جهان محسوب می‌شود. دماهای بالا در شرایط گرم و خشک همواره با تنش آبی همراه است و این موضوع مقابله با آنها را پیچیده‌تر می‌کند. افزایش تحمل به تنش گرما در گیاهان زراعی، یک راهبرد مهم برای مقابله با تنش گرما محسوب می‌شود (Hernández *et al.*, 2018). دمای بالا بر صفات بیوشیمیایی و فیزیولوژیکی گیاهان اثر می‌گذارد و گیاهان با استفاده از تغییرات فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی به‌عنوان راهبردهای انطباقی، به تنش‌های محیطی واکنش نشان می‌دهند. تجمع مواد محلول سازگار مانند پرولین، قندها و پلی‌اول‌ها اغلب به عنوان یک راهبرد مهم برای حفاظت و بقای گیاهان در شرایط تنش محسوب می‌شوند (Chen *et al.*, 2007). دمای بالا بر فعالیت فتوسنتزی و عملکرد گیاه تأثیر نامطلوبی دارد و یکی از این اثرات نامطلوب، تنش اکسیداتیو است. هنگامی که دمای محیط از آستانه فیزیولوژیکی گیاه فراتر رود، واکنش‌های اکسیداتیو در گیاهان رخ داده و تولید گونه‌های اکسیژن واکنش‌گر مانند رادیکال‌های سوپراکسید، هیدروکسیل، اکسیژن یکتا (سینگلت) و پراکسید هیدروژن افزایش خواهد یافت (Mittler, 2002; Salehi *et al.*, 2023). این ترکیبات متابولیسم طبیعی گیاه را از طریق اکسیداسیون لیپیدهای غشایی، پروتئین‌ها و اسیدهای نوکلئیک مختل کرده و باعث کاهش رشد و عملکرد گیاه می‌شوند (Wilson *et al.*, 2014). در گیاهان برای مقابله با اثرات نامطلوب گونه‌های اکسیژن واکنش‌گر، سم‌زدایی آنتی‌اکسیدانی پیچیده‌ای شامل آنزیم‌های سوپراکسید دیسموتاز، کاتالاز، آسکوربات پراکسیداز، پراکسیداز و گلوتاتیون ردوکتاز و آنتی‌اکسیدان‌های غیرآنزیمی مانند فلاون‌ها، آنتوسیانین‌ها، کاروتنوئیدها و اسید اسکوربیک تکامل یافته است (Soengas *et al.*, 2018).

آفتابگردان (*Helianthus annuss* L.) یکی از گیاهان مهم دانه روغنی است که به دلیل سازگاری با شرایط مختلف اقلیمی و شیوه‌های زراعت فاریاب و دیم، در دامنه وسیعی از مناطق جهان جهت کشت شده و دارای ارزش کشاورزی و اقتصادی بالایی است (Salehi *et al.*, 2023). آفتابگردان به‌عنوان یک گیاه بهاره و تابستانه در معرض تغییرات اقلیمی، به‌ویژه کمبود آب و دماهای بالا قرار می‌گیرد و وقوع دماهای بالای ۳۰ درجهٔ سانتی‌گراد در طی دور رشد آن، اثر منفی قابل توجهی بر عملکرد دانه و کیفیت روغن آن دارد (Chimenti and Hall, 2001). در مقایسه با سایر گیاهان زراعی، اثر تنش گرما بر آفتابگردان چندان مطالعه نشده است. این گیاه ممکن است در مراحل رشد زایشی در اثر دمای بالا دچار خسارت شود. آستانه دمایی گیاه آفتابگردان ۲۶ تا ۲۹ درجه سانتی‌گراد گزارش شده است (Rondanini *et al.*, 2006). آستانه تحمل گیاه آفتابگردان به دما بسته به مراحل رشد آن بستگی داشته و مرحله گرده‌افشانی در مقایسه با سایر مراحل رشدی، به دمای بالا حساس‌تر است، زیرا در مراحل زایشی، تنش گرما با عقیم کردن دانه‌های گرده و تخمک بر لقاح، تعداد دانه‌ها در طبق، سرعت و مدت پر شدن دانه‌ها، وزن دانه‌ها و کیفیت روغن دانه اثرات نامطلوبی دارد. بیشترین حساسیت آفتابگردان به تنش دمای بالا در اوایل گلدهی مربوط به وزن دانه و در اواخر گلدهی مربوط به کیفیت روغن است. گزارش شده است که افزایش دمای بالاتر از حد مطلوب در طی دوره پر شدن دانه آفتابگردان باعث کاهش وزن نهایی دانه و کیفیت روغن می‌شود (Chimenti *et al.*, 2001). کاهش سرعت و طول دوره رشد جنین و کاهش تعداد دانه در طبق، کاهش سطح برگ و وزن خشک اندام‌های هوایی از دلایل این کاهش اعلام شده است (Chimenti and Hall, 2001).

نتایج مشابهی مبنی بر کاهش شاخص‌های رشد گیاه، محتوای کلروفیل برگ، محتوای آب نسبی برگ، هدایت روزنه‌ای، عملکرد دانه و کیفیت روغن دانه آفتابگردان در اثر تنش گرما توسط سایر محققان گزارش شده است (Haba *et al.*, 2014; De la Vega and Hall, 2002; Rondanini *et al.*, 2006).

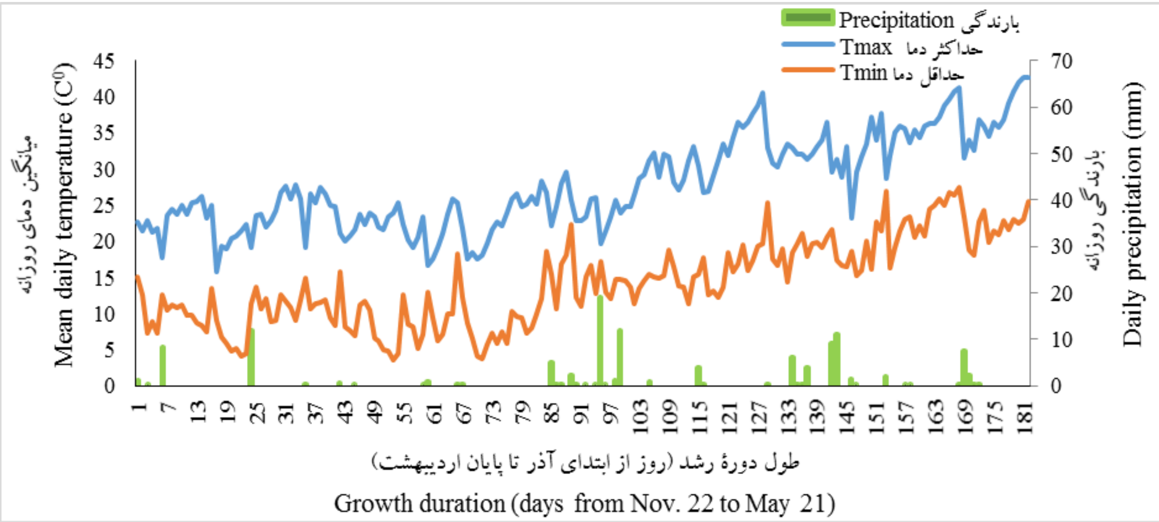
آفتابگردان در استان خوزستان در دو فصل پاییز و زمستان کشت می‌شود. بخش عمده‌ای از اراضی کشاورزی استان خوزستان در فصل تابستان به کشت ماش و در فصل پاییز به کشت کلزا یا گندم اختصاص داده می‌شود. در سال های اخیر به دلیل شیوع برخی از انواع آفات و بیماری‌ها، به ویژه گل جالیز در مزارع کلزای استان خوزستان، زراعت کلزا در برخی مناطق استان محدود شده و آفتابگردان می‌تواند به‌عنوان گیاه جایگزین در برنامه تناوب زراعی منطقه قرار داده شود. از سوی دیگر با توجه به این‌که برداشت محصول ماش در منطقه اهواز از اواسط تا اواخر مهر انجام می‌شود، فرصت مناسب جهت آماده سازی بستر کاشت و کشت پاییزه آفتابگردان در آبان وجود دارد. با توجه به اهمیت زراعت پاییزه آفتابگردان به‌عنوان یکی از گیاهان دانه دانه روغنی مهم در استان خوزستان از یک سو و احتمال وقوع گرمای انتهای فصل در دوره رشد گیاه آفتابگردان در شرایط آب و هوایی گرم و خشک استان، توسعه زراعت ارقام متحمل به دمای بالای آفتابگردان به‌عنوان گیاه جایگزین در شرایط کشت تأخیری ضرورت دارد. هدف از آزمایش حاضر ارزیابی سازوکارهای دفاعی بیوشیمیایی و آنتی‌اکسیدانی مرتبط با تحمل دمای بالا و آثار آن بر رشد و عملکرد ارقام امیدبخش آفتابگردان انجام شد.

مواد و روش‌ها

آزمایش حاضر در سال زراعی ۹۷-۱۳۹۶ در مزرعه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی دانشگاه شهید چمران اهواز به‌صورت کرت‌های خرد شده در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی در سه تکرار اجرا شد. سه تاریخ کاشت ۲۰ آبان (به‌هنگام؛ مطلوب)، ۲۰ آذر (تأخیری) و ۲۰ دی (دیرهنگام) در کرت‌های اصلی و پنج رقم آفتابگردان قاسم، فانتازیا، پروگرس، لاکومکا و شمس و در کرت‌های فرعی قرار داده شدند. رقم قاسم زودرس و پاکوتاه، رقم فانتازیا دیررس و پابلند، رقم پروگرس میان رس و پابلند، رقم لاکومکا میان رس و پاکوتاه و رقم شمس میان رس و پاکوتاه هستند. زمان مناسب کاشت آفتابگردان در شمال استان خوزستان اوایل مهر اعلام شده است (Kalantar Ahmadi, 2023)، با این وجود به دلیل تفاوت دمایی شمال خوزستان با منطقه اهواز و همچنین فرصت کافی برای رها شدن زمین از زراعت قبلی واستفاده بهینه از بارندگی‌های اواخر پاییز و زمستان، با توجه به چالش کم آبی در منطقه و ممانعت از مصادف شدن دوره رشد زایشی بوته‌ها با سرمای ابتدای زمستان، تاریخ کاشت ۲۰ آبان به عنوان تاریخ کاشت به‌هنگام (مطلوب) در نظر گرفته شد. به‌جز تنش گرمای طبیعی اعمال شده به دلیل تغییر در زمان کاشت، سایر عوامل محیطی و مدیریتی در هر سه تاریخ کاشت در طی دوره رشد گیاهان مشابه بودند. اطلاعات هواشناسی محل اجرای آزمایش در شکل ۱ نشان داده شده است.

بر اساس نتایج آزمون فیزیکی و شیمیایی خاک در عمق صفر تا ۳۰ سانتی‌متر، بافت خاک لومی شنی، ماده آلی ۰/۴۳ درصد، اسیدیته ۷/۴، هدایت الکتریکی ۴/۸ دسی زیمنس بر متر، فسفر قابل جذب ۱۱/۳ میلی‌گرم بر کیلوگرم، پتاسیم قابل جذب ۲۳۰ میلی‌گرم بر کیلوگرم و نیتروژن کل ۰/۰۹۸ درصد بودند. بذرهای ارقام آفتابگردان در تاریخ کاشت‌های مورد نظر روی پنج ردیف سه متری با فاصله ۷۵ سانتی‌متر و فاصله روی ردیف ۲۰ سانتی‌متر در عمق ۵ تا ۷ سانتی‌متری کاشته شدند. تاریخ سبز شدن بذرها با اندکی تفاوت بین ارقام

و تعداد روز تا سبز شدن کامل مزرعه، برای سه تاریخ کاشت به‌هنگام، تأخیری و دیرهنگام به‌ترتیب ۲۵ آبان، ۲۶ آذر و ۲۸ دی بود. با توجه به نتایج آزمون خاک بر مبنای حد بهینه فسفر قابل دسترس و میزان کمبود فسفر، ۲۰۰ کیلوگرم در هکتار فسفر از منبع سوپرفسفات معمولی قبل از کاشت و ۱۴۰ کیلوگرم در هکتار نیتروژن خالص از منبع کود اوره به صورت کود پایه در زمان کاشت و کود سرک در مرحلهٔ ظهور طبق به خاک اضافه شد. آبیاری مزرعه بلافاصله پس از کاشت انجام شد و آبیاری‌های بعدی در زمان رسیدن میزان رطوبت خاک به حدود ۸۰ درصد ظرفیت زراعی خاک انجام شد. مقدار آب قابل استفاده خاک، از عمق صفر تا ۳۰ سانتی‌متری خاک مزرعه نمونه برداری شد. پس از اشباع کردن خاک در آزمایشگاه، نمونه‌ها با استفاده از صفحات فشاری در مکش‌های ۰/۳- و ۱۵- بار قرار داده شده و میزان رطوبت وزنی خاک در هر مکش تعیین شد. میزان رطوبت حجمی خاک در هر مکش با توجه به وزن مخصوص ظاهری و رطوبت وزنی خاک تعیین و مقدار آب قابل استفاده خاک با کسر مقادیر رطوبت حجمی خاک بین دو نقطهٔ مکش محاسبه شد. رطوبت حجمی خاک بر مبنای ۸۰ درصد ظرفیت زراعی خاک محاسبه شد. قبل از هر آبیاری رطوبت حجمی خاک با استفاده از دستگاه رطوبت‌سنج (TDR) (ProCheck, Decagon Devices, USA) اندازه‌گیری و در هنگام رسیدن به مقادیر مورد نظر ۸۰ درصد ظرفیت زراعی، آبیاری انجام شد.



شکل ۱- اطلاعات هواشناسی محل اجرای آزمایش (سال زراعی ۹۷-۱۳۹۶)

Fig. 1. Meteorological information of the experiment site (2017-2018 growing season)

جهت اندازه‌گیری محتوای کلروفیل *a*، *b* و کاروتنوئیدها، محتوای کربوهیدرات‌های محلول، فعالیت آنزیم‌های کاتالاز، پراکسیداز و سوپراکسید دیسموتاز در مرحلهٔ ظهور طبق (مرحله ۵۹ بر اساس مقیاس BBCH) (Meier, 2001) از برگ‌های انتهایی بوته‌ها در هر تاریخ کاشت نمونه برداری و محتوای کلروفیل *a*، *b* و کاروتنوئیدها براساس روش لیچنتالر (Lichtenthaler, 1987) با قرائت میزان جذب در طول موج‌های ۶۴۶، ۶۶۳ و ۴۷۰ نانومتر در دستگاه اسپکتروفتومتر (Unico, UV-2100, USA) اندازه‌گیری شدند (رابطه‌های ۱ تا ۴).

(رابطه ۱) $Chla = 12.25A663 - 2.79A646$

(رابطه ۲) $Chlb = 21.50A646 - 5.10A663$

(رابطه ۳) $Chl_{Total} = Chla + Chlb$

(رابطه ۴) $Carotenoids = (1000A470 - 1.80Chla - 85.02\ Chlb)/198$

A: جذب نور در طول‌موج مشخص است.

انـدازه‌گیـری فعالیـت آنـزیم کاتـالاز بـا اسـتفاده از روش بیــرز و ســیزر (Bears and Sizer, 1952)، فعالیـت آنـزیم پراکسـیداز بـا اسـتفاده از روش ناکـانو و آسـادا (Nakano and Asada, 1981)، فعالیـت آنـزیم ســوپر اکســید دیســموتاز بــه روش اســمیت و همکـاران (Smith *et al*, 1988)، محتـوای مـالون دی‌آلدئید برگ با استفاده از روش استوارت و بیـولی (Stewart and Beweley, 1980) و محتــوای کربوهیدرات‌هـای محلـول بـا اسـتفاده از روش اشـلیگل (Sheligl, 1986) اندازه‌گیری شدند.

در مرحله رسیدگی فیزیولوژیک دانـه، محصـول دو مترمربع از هر کرت برداشت شده و پـس از خشـکاندن، میزان عملکرد دانه محاسبه شد. زمان برداشـت در زمـان کاشت به‌هنگـام، ۲۹ فـروردین بـا میـانگین دمـای ۳۲/۹ درجـه سـانتی‌گـراد و بـا بیشـینه دمـای ۳۸/۷ درجـه سانتی‌گراد در فروردین و در زمان کاشت‌هـای تـأخیری و دیرهنگـام بـه‌ترتیـب ۱۲ و ۲۴ اردیبهشـت بـا میـانگین دمای ۳۶/۳ درجه سانتی‌گراد و بیشینه دمای ۴۱/۲ درجه سانتی‌گراد بود. میزان کاهش عملکرد هـر رقـم بـه ازای هـر روز تـأخیر در کاشـت، از نسـبت درصـد کـاهش محصول به تعداد روزهای تـأخیر در کاشـت (بـه‌ترتیـب ۳۰ و ۶۰ روز برای کاشت تأخیری و دیرهنگام) محاسبه شد. محتوای روغن دانه با استفاده از حلال اتر و با روش سوکسـله (FOSS, SOCCET 2050, Sweden) اندازه‌گیری شد.

تجزیه واریانس داده‌ها بـا اسـتفاده از نـرم‌افـزار SAS نسخهٔ ۹/۱ انجام شد. برای مقایسه میـانگین‌هـا از آزمـون حداقل اختلاف معنی‌دار (LSD) در سـطح احتمـال پـنج درصد استفاده شد.

نتایج و بحث

نتایج تجزیه واریانس نشان داد که بین ارقام آفتـابگردان از نظر محتوای کربوهیدرات‌های محلول در سـطح احتمـال پنج درصد و از نظر سـایر صـفات در سـطح احتمـال یـک درصد تفـاوت معنـی‌داری وجـود داشـت. بـین زمـان‌هـای کاشت نیز از نظـر کلیـه صـفات گیـاهی در سـطح احتمـال یک یا پنج درصد تفاوت معنی‌داری وجود داشـت. بـرهم- کنش رقم و زمان کشت برای کلیه صفات بـه‌جـز محتـوای کربوهیـدرات‌هـای محلـول و فعالیـت آنـزیم سوپراکسـید دیسموتاز نیز در سطح احتمال یک یا پنج درصـد معنـی‌دار بود. در زمان کاشت به‌هنگام، بوتـه‌هـای آفتـابگردان دمـای بهینه را در طی مراحـل رشـدی دریافـت کردنـد. در زمـان کاشت تأخیری و دیرهنگام، مراحل گلدهی و پر شدن دانه با تنش گرمای متوسط (میـانگین و حـداکثر دمـا بـه‌ترتیـب ۳۲/۲ و ۳۸ درجه سانتی‌گراد) و شدید (میانگین و حـداکثر دما به ترتیب ۳۴/۳ و ۴۰/۵ درجه سانتی‌گراد) در اثـر تـنش دمای بالای ناشی از کاشت تـأخیری و دیرهنگـام در پایـان فصل رشد مواجه شد.

تأخیر در کاشـت بـه صـورت تـنش گرمـای انتهـای فصل به‌طور متفـاوتی باعـث کـاهش معنـی‌دار عملکـرد دانـه ارقـام آفتـابگردان شـد. بیشـترین عملکـرد دانـه در کاشت به‌هنگام به‌دست آمـد و بـا تـأخیر در کاشـت بـه دلیل همزمانی دوره رشد زایشی و پرشدن دانـه بـا تـنش گرمای انتهای فصل در ابتدای بهار و کوتاه شـدن طـول دوره رشد و پر شدن دانه، میزان عملکرد دانه همه ارقـام آفتابگردان در کاشت تأخیری و دیرهنگام به ترتیـب ۳۰ درصد و ۳۲ درصد کـاهش یافـت. بیشـترین و کمتـرین

عملکـرد دانـه بـه‌ترتیـب در رقـم لاکومکـا و قاسـم مشاهده شد (به‌ترتیب ۱۵۷۹ و ۵۳۵ کیلوگرم در هکتـار) (جدول ۱).

تنش گرمای ناشی از تأخیر در کاشت به دلیـل هـم زمانی دوره پر شدن دانه با گرمـای انتهـای فصـل باعـث کـاهش ۷۸، ۳۴، ۳، ۳۵ و ۱۵ درصـد در عملکـرد دانـه ارقام قاسـم، فانتازیـا، پروگـرس، لاکومکـا و شـمس در مقایسـه بـا کاشـت بـه‌هنگـام شـد. ایـن مقـدار کـاهش بـه‌ترتیـب معـادل ۲/۶، ۱/۱، ۰/۱، ۱/۲ و ۰/۵ درصـد کاهش به ازای هر روز تـأخیر در کاشـت اسـت. مقـدار کاهش عملکرد دانه برای کاشت دیرهنگـام ۶۹، ۳۸، ۶، ۳۱ و ۱۴ درصد بود. این مقدار بـه ترتیـب معـادل ۱/۱۵، ۰/۶۳، ۰/۱، ۰/۵۱ و ۰/۲۳ درصد کاهش به ازای هر روز تـأخیر در کاشـت اسـت. در کاشـت دیرهنگـام علیـرغم پایین‌تر بودن درصد کـاهش بـه ازای هـر روز تـأخیر در کاشت، تفاوت قابل ملاحظه‌ای در کـاهش عملکـرد در مقایسـه بـا کاشـت تـأخیری (بجـز رقـم فانتازیـا) وجـود نداشت. به عبارت دیگر بـا تـأخیر در کاشـت، بـه دلیـل مصادف شدن دوره رشد زایشـی گیـاه بـا تـنش گرمـا و کاهش طول دوره رشد رویشی و ورود سریع‌تر گیاه بـه مرحلـه زایشـی، عملکـرد دانـه کلیـه ارقـام آفتـابگردان کاهش یافـت. در بـین اجـزای عملکـرد، تعـداد دانـه در طبق بیشترین سهم را در کاهش عملکرد دانه در کاشـت دیرهنگام داشت (نتایج نشان داده نشده است). در زمـان کاشـت بـه‌هنگـام، بیشـترین و کمتـرین عملکـرد دانـه بـه‌ترتیـب در رقـم لاکومکـا و شـمس بـه‌دسـت آمـد (به‌ترتیب ۲۰۲۰ و ۹۶۱ کیلوگرم در هکتار). در کاشـت تأخیری و دیرهنگام نیز بیشـترین عملکـرد دانـه در رقـم لاکومکا و کمتـرین مقـدار در رقـم قاسـم مشـاهده شـد (جدول ۲). در تیمارهای کاشـت تـأخیری و دیرهنگـام، رقـم پروگـرس کمتـرین میـزان کـاهش عملکـرد دانـه (بـه‌ترتیـب ۳ و ۶ درصـد) را داشـت، بـا ایـن حـال رقـم لاکومکا علیرغم کاهش بیشتر عملکـرد دانـه (بـه‌ترتیـب ۳۵ و ۳۱ درصد)، در هر سه زمان کاشت نسبت بـه رقـم پروگـرس برتـری داشـته و از ایـن نظـر بـرای کاشـت به‌هنگام، تأخیری و دیرهنگام مناسب‌تر به‌نظر می‌رسد.

دمـای تجمعـی مراحـل نمـوی (روز- درجـه رشـد) از کاشـت تـا برداشـت محصـول بـرای کلیـه ارقـام آفتابگردان در کاشت به‌هنگام بیشتر از کاشـت تـأخیری بـود (جـدول ۳). در کاشـت تـأخیری علیـرغم ۱۴ روز تأخیر در برداشت محصول، میزان دمـای تجمعـی کمتـر بود و به دلیل مصادف شدن مرحله پرشدن دانه با دمـای بالای هوا، طول دورهٔ رشـد نسـبت بـه کاشـت بـه‌هنگـام حدود ۱۸ روز کوتاه‌تر بود.همچنین میزان دمای تجمعی در کاشـت دیرهنگـام بیشـتر از کاشـت تـأخیری بـود و علیرغم دریافت مقادیر مشابه با کاشت به‌هنگام، بـه‌دلیـل تسریع در سپری شدن مراحل گلدهی، تلقیح و پرشـدن دانه و کوتاه شدن طول دوره پرشدن دانه از یـک سـو و کوتاه شدن دورهٔ گرده‌افشانی و تلقیح از سـوی دیگـر، عملکـرد دانـه بـه‌طـور معنـی‌داری تحـت تـأثیر گرمـای انتهای فصل کاهش یافت (جـدول ۳). طـول دورهٔ رشـد در کاشــت دیرهنگــام، ۳۶ روز کوتــاه‌تــر از کاشــت به‌هنگام بود. به‌دلیل حساسیت مراحل زایشی آفتابگردان به تنش گرما، بیشـترین کـاهش عملکـرد دانـه در زمـان وقوع تنش گرما در مرحله پر شدن دانه مشاهده می‌شود (Kalyar *et al.,* 2014). به نظر می‌رسد کـه تغییـر تـاریخ کاشـت و دورهٔ رشـد گیـاه از طریـق تغییـر نفـوذ تـابش در پوشــش گیــاهی و کــارایی اســتفاده از تــابش و در نتیجـه تغییـر در سـرعت و مـدت پـر شـدن دانـه باعـث تغییـرات قابـل تـوجهی در عملکـرد دانـه آفتـابگردان می‌شـود (De la Vega and Hall, 2002). گـزارش شـده اسـت کـه دماهـای بـالاتر از ۳۱ درجـه سـانتی‌گـراد در مرحلـهٔ گـرده‌افشـانی بـه دلیـل تـأثیر نـامطلوب آن بـر دانـه‌هـای گـرده و بـاروری گلچـه‌هـا، عملکـرد دانـهٔ آفتابگردان را کاهش می‌دهـد (Chimenti *et al.,* 2001). براین اساس تأثیر نامطلوب دماهای بالا در این مرحله بـر عملکـرد دانـه در کشـت‌هـای تـأخیری و دیرهنگـام در آزمایش حاضر مشهودتر بود (شکل ۱).

جدول ۱- مقایسه میانگین صفات بیوشیمیایی، عملکرد و روغن دانه ارقام آفتابگردان در تیمارهای زمان کاشت

Table 1. Mean comparison for biochemical traits, seed yield and oil content of sunflower cultivars in sowing time treatments

Treatments	تیمارهای آزمایشی	کلروفیل *a* Chlorophyll*a* (mg.g⁻¹ FW)	کلروفیل *b* Chlorophyll*b* (mg.g⁻¹ FW)	کلروفیل کل Total chlorophyll (mg.g⁻¹ FW)	کاروتنوئیدها Carotenoids (mg.g⁻¹ FW)	کربوهیدرات‌های محلول Soluble carbohydrate (mg.g⁻¹ FW)	کاتالاز CAT activity (U.mg⁻¹ protein)	پراکسیداز POD activity (U.mg⁻¹ protein)	سوپراکسید دیسموتاز SOD activity (U.mg⁻¹ protein)	مالون دی‌آلدئید Malondialdehyde (mmol.g⁻¹Fw)	عملکرد دانه Seed yield (kg.ha¹)	روغن دانه Oil content (%)	عملکرد روغن Oil yield (kg ha¹)
Sowing time	زمان کاشت												
Optimum	به‌هنگام	0.83b	0.89a	1.72ab	0.77a	26.9c	0.0036b	0.0145c	33.9c	0.119c	1372a	36.8b	505a
Delayed	تأخیری	0.91a	0.88a	1.79a	0.56b	31.9b	0.0059a	0.0301a	48.6b	0.174b	963b	40.2a	398b
Late	دیرهنگام	0.81b	0.79b	1.59b	0.34c	35.1a	0.0056a	0.0226 b	56.6a	0. 236a	933b	38.2ab	350b
Sunflower cultivars	ارقام آفتابگردان												
Qasem	قاسم	0.79c	0.92b	1.71c	0.65a	34.1a	0.0045b	0.0297a	37.4b	0.190b	535e	38.4a	206d
Fantasia	فانتازیا	0.76c	1.30a	2.06a	0.68a	33.5a	0.0062a	0.0225b	51.5a	0.148 c	1308b	34.7b	441b
Progress	پروگرس	0.76c	0.71c	1.47d	0.64a	31.1 a	0.0048b	0.0189c	46.5a	0.187b	1150c	40.4a	468b
Lakomka	لاکومکا	1.07a	0.73c	1.80b	0.46b	31.5a	0.0046b	0.0209bc	46.9a	0.138c	1579a	38.6a	608a
Shams	شمس	0.86b	0.61c	1.47d	0.38c	26.2b	0.0050b	0.0198bc	49.5a	0.217a	871d	37.8a	329c

در هر ستون میانگین‌هایی که دارای حروف مشترک هستند، براساس آزمون حداقل اختلاف معنی‌دار (LSD) در سطح احتمال پنج درصد تفاوت معنی‌داری ندارند

Means in each column followed by similar letter(s) are not significantly different at 5% probability level, using LSD test

جدول ۲- مقایسه میانگین صفات بیوشیمیایی، عملکرد و روغن دانه ارقام آفتابگردان در برهمکنش تیمارهای زمان کاشت و رقم

Table 2. Mean comparison for biochemical traits, seed yield and oil content of sunflower cultivars in interaction of sowing time and cultivar treatments

تیمارهای آزمایشی Treatments: زمان کاشت Sowing time	Sunflower cultivars	ارقام آفتابگردان	کلروفیل *a* Chlorophyll*a* concentration (mg.g⁻¹ FW)	کلروفیل *b* Chlorophyll*b* concentration (mg.g⁻¹ FW)	کلروفیل کل Total chlorophyll (mg.g⁻¹ FW)	کاروتنوئیدها Carotenoids (mg.g⁻¹ FW)	کربوهیدرات‌های محلول Soluble carbohydrate (mg.g⁻¹ FW)	کاتالاز CAT activity (U.mg⁻¹ protein)	پراکسیداز POD activity (U.mg⁻¹ protein)	سوپراکسید دیسموتاز SOD activity (U.mg⁻¹ protein)	مالون دی‌آلدئید Malondialdehyde (mmol.g⁻¹Fw)	عملکرد دانه Seed yield (kg.ha⁻¹)	روغن دانه Oil content (%)	کرد روغن Oil yield (kg.ha⁻¹)
به‌هنگام Optimum	Qasem	قاسم	0.68f	1.04b	1.72bc	0.746a	30.9bc	0.0023g	0.0217cd	28.4f	0.133ef	1050e	38.3b-e	399ef
	Fantasia	فانتازیا	0.82de	1.34a	2.16a	0.875ab	29.1c	0.0050bc	0.0214cd	44.7df	0.99 g	1722b	28.8g	495cd
	Progress	پروگرس	0.76e	0.69de	1.45e	0.836b	28.5c	0.0033d-f	0.0179de	32.8f	0.127f	1102e	42.0a-c	460de
	Lakomka	لاکومکا	0.98bc	0.75de	1.47de	0.661c	27.3c	0.0042f	0.0073f	28.8f	0.92g	2020a	37.7c-f	759a
	Shams	شمس	0.89d	0.64ef	1.40e	0.553d	18.9d	0.0032fg	0.0040f	35.1ef	0.143e	961ef	37.2c-f	314g
تأخیری Delayed	Qasem	قاسم	0.86de	0.96bc	1.83b	0.583cd	33.7a-c	0.0054bc	0.0371a	36.4ef	0.198cd	226g	36.3d-f	82.9h
	Fantasia	فانتازیا	0.83de	1.29a	2.11a	0.832b	32.2a-c	0.0071a	0.0244c	56.1a-c	0.139e	1132de	41.7a-c	470c-e
	Progress	پروگرس	0.75e	0.67ef	1.42e	0.624cd	29.7c	0.0062ab	0.0237c	47.2cd	0.190c	1136e	44.7a	588b
	Lakomka	لاکومکا	1.18a	0.87b-d	1.72bc	0.403ef	30.0c	0.0044de	0.0325ab	51.6b-d	0.131ef	1319a	40.3a-d	533bc
	Shams	شمس	0.95bc	0.62ef	1.31ef	0.368ef	34.0a-c	0.0066a	0.0318ab	51.7b-d	0.211c	820ef	38.0b-e	304g
دیرهنگام Late	Qasem	قاسم	0.83de	0.77de	1.60cd	0.416ef	37.8ab	0.0060a-c	0.0302b	47.4cd	0.241b	329g	40.7a-d	133h
	Fantasia	فانتازیا	0.65fg	1.27a	1.94ab	0.328f	39.2a	0.0066a	0.0219cd	53.9a-d	0.208c	1070e	34.7ef	371fg
	Progress	پروگرس	0.78e	0.75c-e	1.54d	0.450e	37.7ab	0.0050cd	0.0147e	59.6ab	0.243b	1034e	34.7ef	356fg
	Lakomka	لاکومکا	1.05b	0.57f	1.63cd	0.328f	37.2ab	0.0052b-d	0.0210cd	60.3ab	0.191a	1398a	38.0b-e	531bc
	Shams	شمس	0.73ef	0.54f	1.27f	0.222g	25.8b	0.0053b-d	0.0247c	61.9a	0.298a	831f	43.0ab	357fg

Means in each column followed by similar letter(s) are not significantly different at 5% probability level, using LSD test

در هر ستون میانگین‌هایی که دارای حروف مشترک هستند، براساس آزمون حداقل اختلاف معنی‌دار (LSD) در سطح احتمال پنج درصد تفاوت معنی‌داری ندارند

جدول ۳- دمای تجمعی (روز- درجه رشد) مراحل نموی ارقام آفتابگردان در تیمارهای زمان کاشت

Table 3. Cumulative temperature (GDD) of development stages of sunflower cultivars in sowing time treatments

مراحل رشد Growth stages	جوانه‌زنی Germination					نمو برگ Leaf development					طویل شدن ساقه Stem elongation					ظهور طبق Head emergence				
آفتابگردان Sunflower cultivars / زمان کشت Sowing time	شمس Shams	لاکومکا Lakomka	پروگرس Progress	فانتازیا Fantasia	قاسم Qasem	شمس Shams	لاکومکا Lakomka	پروگرس Progress	فانتازیا Fantasia	قاسم Qasem	شمس Shams	لاکومکا Lakomka	پروگرس Progress	فانتازیا Fantasia	قاسم Qasem	شمس Shams	لاکومکا Lakomka	پروگرس Progress	فانتازیا Fantasia	قاسم Qasem
به‌هنگام Optimum	264.3	286.8	275.7	269.5	283.5	584.5	577.5	571.8	582.1	576.4	856.8	849.9	864.3	851.5	858.5	1140.5	1148.9	1163.3	1156.5	1144.2
تأخیری Delayed	221.9	218.7	231.4	212.2	224.2	445.2	452.5	446.7	452.5	448.4	683.9	655.8	679.5	666.8	673.4	904.4	891.5	902.5	885.7	898.5
دیرهنگام Late	276.2	269.8	277.5	269.8	274.5	545.5	551.6	544.5	561.5	549.2	826.8	829.5	843.2	831.5	824.5	1103.5	1093.8	1088.6	1100.4	1097.5

مراحل رشد Growth stages	گلدهی Flowering					نمو دانه Seed development					رسیدگی Maturity					پیری Senescence				
آفتابگردان Sunflower cultivars / زمان کشت Sowing time	شمس Shams	لاکومکا Lakomka	پروگرس Progress	فانتازیا Fantasia	قاسم Qasem	شمس Shams	لاکومکا Lakomka	پروگرس Progress	فانتازیا Fantasia	قاسم Qasem	شمس Shams	لاکومکا Lakomka	پروگرس Progress	فانتازیا Fantasia	قاسم Qasem	شمس Shams	لاکومکا Lakomka	پروگرس Progress	فانتازیا Fantasia	قاسم Qasem
به‌هنگام Optimum	1500.5	1448.9	1445.5	1439.9	1431.5	1709.8	1733.9	1714.5	1743.9	1721.5	2001.9	2014.5	1997.9	20145.9	2007.5	2266.5	2268.4	2264.3	2256.8	2271.5
تأخیری Delayed	1132.7	1122.1	1141.4	1132.8	1126.5	1354.3	1343.5	1339.9	1358.4	1349.5	1595.8	1581.9	1574.5	1599.8	1581.5	1788.5	1799.9	1793.0	1795.9	1802.5
دیرهنگام Late	1401.5	1394.6	1378.5	1399.1	1378.4	1660.1	1665.9	1652.5	1649.9	1655.5	1941.5	1955.7	1922.8	1934.9	1928.9	2195.5	2188.9	2201.5	2193.0	2206.4

نتایج نشان داد که با تأخیر در کاشت، محتوای روغن دانه ارقام آفتابگردان به‌طور متفاوتی افزایش یافت و کمترین و بیشترین میزان روغن به‌ترتیب در کاشت به‌هنگام (۳۶/۸ درصد) و کاشت تأخیری (۴۰/۲ درصد) حاصل شد، اگرچه میزان روغن دانه در کاشت دیرهنگام تفاوت معنی‌داری با سایر زمان‌های کاشت نداشت (جدول ۱). بالاترین و پایین‌ترین میزان روغن دانه به‌ترتیب مربوط به رقم پروگرس (بدون تفاوت معنی‌دار با سایر ارقام) و فانتازیا بود (جدول ۱). واکنش ارقام آفتابگردان به تغییر زمان کاشت متفاوت بود. در تیمار کاشت به‌هنگام، بیشترین میزان روغن دانه مربوط به رقم پروگرس بود که تفاوت معنی‌داری با کاشت تأخیری نداشت، اما در کاشت دیرهنگام مقدار آن در مقایسه با کاشت به‌هنگام ۱۸ درصد کاهش یافت. بیشترین افزایش روغن دانه در کاشت تأخیری و دیرهنگام در رقم فانتازیا (به‌ترتیب ۴۸ و ۲۰ درصد) و در کاشت دیرهنگام در رقم شمس (۳۱ درصد) در مقایسه با کاشت به‌هنگام مشاهده شد (جدول ۲). افزایش معنی‌دار روغن دانه ارقام فانتازیا و شمس در کاشت تأخیری و دیرهنگام را می‌توان به تأثیرپذیری بیشتر تجمع کربوهیدرات‌ها در دانه از تنش گرمای انتهای فصل و در نتیجه کاهش بیشتر عملکرد دانه این ارقام نسبت داد، به عبارت دیگر سهم کاهش تجمع کربوهیدرات‌ها بیشتر از سهم تجمع روغن بوده و این موضوع به‌صورت افزایش محتوای روغن دانه نمایان شده و عملکرد روغن این ارقام در شرایط تنش، بدون تغییر و یا بدون کاهش بود. نتایج مربوط به میزان کاهش عملکرد دانه ارقام آفتابگردان در کاشت تأخیری و دیرهنگام نیز مؤید این نتیجه‌گیری است (جدول ۲).

نتایج نشان داد که عملکرد روغن در کاشت تأخیری و دیرهنگام به طورمعنی‌داری (به‌ترتیب ۱۸ و ۲۸ درصد) در مقایسه با کاشت به هنگام کاهش یافت و بین ارقام آفتابگردان نیز تفاوت معنی‌داری وجود داشت (جدول‌های ۱ و ۲). عملکرد روغن به دو عامل عملکرد دانه و محتوای روغن دانه بستگی دارد و کاهش عملکرد روغن، علی‌رغم افزایش درصد روغن، به‌دلیل کاهش عملکرد دانه بود، بنابراین علی‌رغم افزایش درصد روغن دانه، عملکرد روغن کاهش یافت. اگرچه عملکرد روغن رقم پروگرس در کاشت تأخیری و رقم شمس در کاشت دیرهنگام، به دلیل کاهش ناچیز عملکرد دانه و افزایش روغن دانه افزایش داشت (جدول ۲). کاهش عملکرد دانه و عملکرد روغن آفتابگردان در شرایط دمای بالا در نتایج مطالعات پیشین نیز گزارش شده است (Kalyar *et al.*, 2014). بالاتر بودن عملکرد روغن رقم لاکومکا در کاشت به‌هنگام، علیرغم روغن متوسط آن را می‌توان به پتانسیل بالای عملکرد دانه این رقم نسبت داد. همبستگی مثبت و معنی‌دار عملکرد روغن با عملکرد دانه در کاشت به‌هنگام ($r = ۰/۸۶^{**}$) و دیرهنگام ($r = ۰/۹۶^{**}$) به وابستگی بالای عملکرد روغن به عملکرد دانه در شرایط مختلف تأکید دارد (جدول ۵).

نتایج نشان داد که محتوای کربوهیدرات‌های محلول ارقام آفتابگردان در اثر تأخیر در کاشت به‌طور معنی‌داری افزایش یافت، ولی تفاوت معنی‌داری بین ارقام مشاهده نشد و تنها رقم شمس با سایر ارقام تفاوت داشت (جدول ۱). در کاشت دیرهنگام بیشترین افزایش محتوای کربوهیدرات‌های محلول در مقایسه با کاشت به‌هنگام مربوط به رقم لاکومکا و شمس (به‌ترتیب ۳۶/۵ و ۳۶/۲ درصد) و کمترین مقدار آن مربوط به رقم قاسم (۲۲/۸ درصد) بود (جدول ۲). تجزیه ماکرومولکول‌ها در سلول‌های گیاهان عالی به‌منظور گریز از پلاسمولیز و برقراری آماس سلولی براثر تنش‌های محیطی انجام می‌شود. شکسته شدن مولکول‌های نشاسته به ساکارز و سپس به گلوکز و فروکتوز باعث منفی‌تر شدن پتانسیل آب در سلول‌ها و تنظیم اسمزی و نیز باعث افزایش

غلظت قند در سلول می‌شود. افزایش قندهای محلول در گیاهان در شرایط تنش باعث حفظ آماس سلولی و جلوگیری از پلاسمولیز سلول شده و قندها اصلی‌ترین محلول‌های آلی هستند که در تنظیم اسمزی نقش دارند. کربوهیدرات‌ها نقش پیام‌رسانی نیز دارند. ساخته شدن قندهای محلول در برگ دارای اثر محافظتی بوده و ویژگی اسمزی قند نقش مهمی در افزایش نیروی محرکه ریشه برای جذب آب دارد (Silveria *et al.,* 2009). نتایج تحقیقات متعدد درباره نقش کربوهیدرات‌های محلول و افزایش مقدار آن‌ها در شرایط تنش‌های محیطی، بر نقش این ترکیبات در تنظیم اسمزی سلول تاکید دارند (Ariano *et al.,* 2005). اگرچه در تحقیق حاضر همبستگی معنی‌داری بین محتوای کربوهیدرات‌های محلول با ویژگی‌های عمکردی ارقام آفتابگردان مشاهده نشد.

بیشترین محتوای کلروفیل کل در کاشت تأخیری و کمترین مقدار آن در کاشت دیرهنگام مشاهده شد. واکنش ارقام آفتابگردان به تنش گرمای ناشی از تغییر زمان کاشت متفاوت بود. رقم فانتازیا بیشترین و رقم شمس و پروگرس کمترین محتوای کلروفیل کل را داشت (جدول ۱). در کاشت تأخیری به‌جز رقم لاکومکا، در سایر ارقام تغییر تاریخ کاشت باعث تغییر معنی‌دار محتوای کلروفیل در مقایسه با کاشت به‌هنگام نشد، در حالی که کاشت دیرهنگام در رقم شمس و پروگرس باعث کاهش معنی‌دار محتوای کلروفیل کل شد. میزان کاهش محتوای کلروفیل کل در کاشت دیرهنگام در رقم شمس (۹ درصد) دارای بیشترین مقدار بود و تفاوت معنی‌داری با سایر ارقام داشت (جدول ۲). یکی از عوامل مهم حفظ ظرفیت فتوسنتزی در گیاهان، حفظ محتوای کلروفیل است. در شرایط تنش شدید گرما، میزان کلروفیل به دلیل پراکسیداسیون لیپیدهایی غشایی کلروپلاست و غشاهای تیلاکوئیدی، کاهش می‌یابد (Mohammed and Tarpley, 2010). در تحقیق حاضر، دلیل افزایش جزئی محتوای کلروفیل کل در کاشت تأخیری را با توجه به مقدار دمای تجمعی دریافت شده در ارقام آفتابگردان، به عدم مصادف شدن زمان اندازه‌گیری محتوای کلروفیل (ظهور طبق) با تنش گرمای شدید انتهای فصل نسبت داد. به نظر می‌رسد که در شرایط تنش ملایم گرمایی به دلیل کاهش سطح برگ و افزایش وزن خشک در واحد سطح برگ و ضخیم‌تر شدن برگ‌ها، میزان تجمع کلروفیل در واحد سطح برگ افزایش می‌یابد (Lee *et al,* 2004). در کاشت دیرهنگام، محتوای کلروفیل کل همبستگی مثبت و معنی‌داری با عملکرد دانه ($r = ۰/۵۸^{*}$) و عملکرد روغن ($r = ۰/۶۵^{**}$) نشان داد (جدول ۴). که این همبستگی نشان‌دهنده نقش مهم کلروفیل در حفظ و پایداری عملکرد دانه و عملکرد روغن است.

تنش گرمای انتهای فصل به‌طور متفاوتی باعث تغییر معنی‌دار محتوای کلروفیل *a* در ارقام آفتابگردان شد. بیشترین محتوای کلروفیل *a* در کاشت تأخیری مشاهده شد، ولی در کاشت دیرهنگام تفاوت معنی‌داری مشاهده نشد. بین ارقام آفتابگردان نیز از نظر محتوای کلروفیل *a* تفاوت معنی داری وجود داشت. بیشترین مقدار کلروفیل *a* به ترتیب در رقم لاکومکا و کمترین مقدار آن در ارقام قاسم، فانتازیا و پروگرس مشاهده شد (جدول‌های ۱ و ۲). برهمکنش اثر تنش و رقم نشان داد که به دنبال تغییر در زمان کاشت و به‌تبع آن تغییر شرایط نوری و دمایی، مقدار کلروفیل ارقام آفتابگردان نیز تغییر یافت. بیشتر ارقام آفتابگردان در کاشت‌های به هنگام و دیرهنگام واکنش متفاوتی داشتند و در بیشتر موارد محتوای کلروفیل *a* تغییر محسوسی نسبت به کشت به‌هنگام نداشت (جدول ۲). در هر سه زمان کاشت رقم لاکومکا با بیشترین میزان کلروفیل *a*، تفاوت آماری معنی‌داری با سایر ارقام داشت. دماهای بالا در کشت دیرهنگام باعث کاهش محتوای کلروفیل

*b*شد، ولی تأثیر آن در کشت تأخیری غیر معنی‌دار بود و بر خلاف نتایج محتوای کلروفیل *a*، بیشترین و کمترین مقدار کلروفیل *b* به‌ترتیب در رقم فانتازیا و لاکومکا مشاهده شد (جدول‌های ۱ و ۲). در هر سه زمان کاشت رقم فانتازیا نسبت به سایر ارقام برتری داشته و بالاترین میزان کلروفیل *b* را داشت و با سایر ارقام در شرایط تنش گرما تفاوت معنی‌داری داشت. مشابه با نتایج سایر تحقیقات (Slauenwhite and Qaderi, 2013; Soengas *et al.*, 2018)، در بیشتر ارقام آفتابگردان نسبت کلروفیل *a* به *b* با افزایش دما روند افزایشی داشت. کلروفیل *a* در واکنش‌های نوری فتوسنتز عمل می‌کند، در حالی که کلروفیل *b* رنگدانه کمکی است و با انتقال نور جذب شده به کلروفیل *a* به‌طور غیرمستقیم در فتوسنتز نقش دارد. افزایش نسبت کلروفیل *a* به *b* در شرایط تنش ممکن است به‌دلیل تخریب سریع‌تر کلروفیل *b* باشد (Cui *et al.*, 2006).

بیشترین محتوای کاروتنوئیدها در زمان کاشت به‌هنگام و کمترین مقدار آن در کاشت دیرهنگام مشاهده شد که نشان دهنده اثر تنش گرمای ناشی از تأخیر در کاشت بر کاهش محتوای کاروتنوئیدها بود. محتوای کاروتنوئیدها در ارقام قاسم، فانتازیا و پروگرس به طور معنی‌داری بیشتر از دو رقم دیگر بود (جدول ۱). در زمان کاشت به‌هنگام رقم فانتازیا بیشترین محتوی کاروتنوئیدها را داشت و در شرایط تنش گرمای ناشی از کاشت دیرهنگام همین رقم بیشترین کاهش را نشان داد (جدول ۲). کاروتنوئیدها نقش مهمی در سازوکارهای محافظت از دستگاه فتوسنتزی در برابر تنش‌های محیطی دارند. با توجه به واکنش متفاوت ارقام آفتابگردان به تنش گرما به نظر می‌رسد که نقش حفاظتی رنگدانه‌های فتوستزی از دستگاه فتوسنتزی نیز در آنها متفاوت است.

فعالیت آنزیم کاتالاز در ارقام آفتابگردان در تیمارهای زمان کاشت متفاوت و در سطح احتمال یک درصد معنی دار بود. فعالیت آنزیم کاتالاز در رقم فانتازیا بیشتر بود که این موضوع ممکن است با افزایش تولید پراکسید هیدروژن ناشی از تنش گرما در این رقم مرتبط باشد. فعالیت آنزیم کاتالاز در کاشت تأخیری و دیرهنگام نیز بیشتر از کاشت به‌هنگام بود (جدول ۱). تفاوت معنی‌دار در فعالیت آنزیم کاتالاز در ارقام آفتابگردان نشان داد که کاتالاز نقش مهمی در حفاظت گیاهان در شرایط تنش گرما دارد (جدول‌های ۱ و ۲). اثر تنش بر فعالیت آنزیم کاتالاز بر اساس نوع تنش و گونه گیاهی متفاوت است. در نتایج تحقیقات گزارش شده است که تنش گرما باعث افزایش فعالیت آنزیم کاتالاز می‌شود (Soengas *et al.*, 2018) و بر نقش کاتالاز در تحمل تنش گرما در ژنوتیپ‌های خردل هندی نیز تأکید شده است (Wilson *et al.*, 2014). با افزایش شدت تنش،به ویژه در شرایط تنش گرمای ناشی از کاشت دیرهنگام، تفاوت بین ارقام آفتابگردان از نظر فعالیت آنزیم کاتالاز بیشتر بود و بالاترین مقادیر آن در رقم فانتازیا مشاهده شد. بالابودن نسبی فعالیت آنزیم کاتالاز در رقم فانتازیا از یک سو و محتوای بالای کلروفیل کل آن نسبت به سایر ارقام از سوی دیگر، نشان دهنده نقش این آنزیم در افزایش کارایی آن در شرایط تنش گرما در مقایسه با سایر ارقام باشد. افزایش قابل توجه فعالیت آنزیمی در شرایط دمای بالا مؤید این نکته است که گیاهان در شرایط تنش گرما تحت تنش اکسیداتیو قرار گرفته و فعال‌ترین آنزیم‌ها در واکنش به شرایط تنش‌زای محیطی، کاتالاز و سوپراکسید دیسموتاز هستند. ضرایب همبستگی در شرایط تنش نیز نشان داد که آنزیم کاتالاز دارای همبستگی منفی و معنی‌داری با محتوای کلروفیل *b* (r=-۰/۶۹*) بود (جدول ۵).

فعالیت آنزیم پراکسیداز نیز در ارقام آفتابگردان در

شرایط تنش گرمایی متفاوت و در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار بود. بیشترین فعالیت آنزیم پراکسیداز در ارقام فانتازیا و قاسم مشاهده شد. بیشترین محتوای رنگیزه‌های فتوسنتزی نیز در همین ارقام مشاهده شد. در کاشت تأخیری و سپس دیرهنگام، فعالیت آنزیم پراکسیداز بیشتر از کاشت به‌هنگام بود (جدول ۱). بیشترین فعالیت آنزیم پراکسیداز در هر سه زمان کاشت در رقم قاسم مشاهده شد (جدول ۲). فعالیت آنزیم پراکسیداز در ارقام آفتابگردان متفاوت بود و تفاوت آن با میزان تحمل یا حساسیت ارقام به گرما متناسب نبود. به‌نظر میرسد که آنزیم پراکسیداز نسبت به دو آنزیم دیگر نقش کمتری در تحمل ارقام آفتابگردان به تنش گرما دارد. اگرچه فعالیت بالای آنزیم پراکسیداز در کلروپلاست آفتابگردان در شرایط تنش گرما قبلاً گزارش شده است (Mashkina *et al.*, 2001).

فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز در ارقام آفتابگردان در شرایط تنش گرما متفاوت بود. رقم قاسم کمترین فعالیت آنزیمی سوپراکسید دیسموتاز را داشت و بین سایر ارقام تفاوت معنی‌داری وجود نداشت (جدول ۱). افزایش فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز در لاین‌های آفتابگردان در واکنش به شوک گرما قبلاً نیز گزارش شده است (Mashkina *et al.*, 2001). روند تغییرات فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز در ارقام آفتابگردان در مواجهه با تنش به‌صورت افزایشی بود و افزایش فعالیت آن در بیشتر ارقام، به‌ویژه در شرایط تنش گرما، نشان می‌دهد که فعالیت این آنزیم یکی از روش‌های دفاعی این ارقام، به‌ویژه پروگرس و لاکومکا می‌باشد. پایین بودن برخی شاخص‌های تحمل به گرما مانند محتوای کلروفیل *b* و کاروتنوئیدها در این دو رقم می‌تواند به‌دلیل آسیب به دستگاه فتوسنتزی این رقام باشد و پایین بودن مقادیر برخی رنگیزه‌های فتوسنتزی در این دو رقم می‌تواند مؤید این نکته باشد (جدول ۲).

گزارش شده است که تنش گرما همانند سایر تنش‌های غیرزیستی از طریق مختل شدن فعالیت آنزیم‌ها و مسیرهای متابولیک، باعث تجمع گونه‌های اکسیژن واکنش‌گر و وقوع تنش اکسیداتیو می‌شود (Asada, 2006). بوته‌های آفتابگردان رشد کرده در دمای بالا، دچار تنش اکسیداتیو قابل‌توجهی در طی رشد برگ شدند که با افزایش معنی‌دار پراکسید هیدروژن و فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدانی کاتالاز و آسکوربات پراکسیداز نسبت به گیاهان رشد کرده در شرایط دمای مطلوب همراه بود (Haba *et al.*, 2014). فنوتایپنگ بر اساس فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدانی در کنار محتوای رنگدانه‌های فتوسنتزی، ممکن است در به‌نژادی ژنوتیپ‌های آفتابگردان متحمل به خشکی و گرما مؤثر باشد (Killi *et al.*, 2020). فعالیت بالای آنزیم‌های کاتالاز، پراکسیداز و سوپراکسید دیسموتاز در کلروپلاست‌ها گیاهان در شرایط تنش گرمایی قبلاً نیز گزارش شده است (Mashkina *et al.*, 2001). تفاوت در فعالیت آنزیم‌های کاتالاز و سوپراکسید دیسموتاز در واکنش به دمای بالا و پایین در سایر تحقیقات نیز گزارش شده است (Zhang *et al.*, 2015; Soengas *et al.*, 2018). گزارش شده است که در دماهای بالا، فعالیت سوپراکسید دیسموتاز کاهش ولی فعالیت کاتالاز افزایش یافت. با این حال، در دماهای پایین، فعالیت سوپراکسید دیسموتاز افزایش ولی فعالیت کاتالاز بدون تغییر باقی ماند. سوپراکسید دیسموتاز به عنوان اولین خط دفاعی در برابر تنش اکسیداتیو محسوب می‌شود (Zhang *et al.*, 2015). سوپراکسید دیسموتاز و کاتالاز، آنزیم‌های دفاعی آنتی‌اکسیدانی مهمی هستند که تقریباً در کلیه سلول‌های زنده در معرض اکسیژن فعالیت دارند (Soengas *et al.*, 2018).

موضوع قابل توجه در این پژوهش همبستگی بین فعالیت آنتی‌اکسیدانی و محتوای کلروفیل *a* و *b* بود. در

کاشت بههنگام، محتوای کلروفیل *a* با فعالیت آنتیاکسیدانهای مورد مطالعه همبستگی منفی و معنیداری داشت (جدول ۴)، اما در کاشت دیرهنگام این همبستگی تنها برای فعالیت کاتالاز و سوپراکسید دیسموتاز معنیدار بود (جدولهای ۴ و ۵). محتوای کلروفیل *b* نیز در کاشت بههنگام با فعالیت پراکسیداز و سوپراکسید دیسموتاز و در کاشت دیرهنگام تنها با فعالیت کاتالاز همبستگی منفی و معنیداری داشت (جدولهای ۴ و ۵). همانطور که قبلاً نیز ذکر شد، کلروفیل *b* در شرایط دمای بالا، تجزیه سریع تری نسبت به کلروفیل *a* داشت که این موضوع ممکن است به دلیل تجمع گونههای اکسیژن واکنشگر در کلروپلاست باشد. فتوسنتز یک منبع ثابت برای تولید گونههای اکسیژن واکنشگر در گیاهان است و مراکز واکنش نظامهای نوری ۱ و ۲ در غشاهای تیلاکوئیدی کلروپلاست، محلهای اصلی تولید گونههای اکسیژن واکنشگر هستند (Asada, 2006) و میزان فعالیت آن مرتبط با شدت تنش اکسیداتیو و فعالیت آنتی اکسیدانی گیاه است (Soengas *et al.*, 2018). در پژوهش حاضر، دفاع آنتی اکسیدانی در ارقام آفتابگردان در مواجهه با دماهای بالا افزایش یافته و محتوای کلروفیل *b* بهدلیل تجمع گونههای اکسیژن واکنشگر در کلروپلاستها به طور همزمان کاهش یافت یابد. تجمع گونههای اکسیژن واکنشگر ممکن است فعالیت نظام نوری ۲ را کاهش دهد و بیان ژنها، بهویژه ژنهای دفاعی و انطباق را تحریک کند (Cui *et al.*, 2006).

محتوای مالون دیآلدئید با تغییر زمان کاشت در همه ارقام آفتابگردان افزایش یافت و در کاشت بههنگام و دیرهنگام بهترتیب کمترین و بیشترین میزان مالون دیآلدئید را داشتند. رقم فانتازیا و لاکومکا دارای کمترین و رقم شمس دارای بیشترین میزان مالون دیآلدئید بود (جدول ۱). مالون دیآلدئید بهعنوان یک محصول جانبی پراکسیداسیون فسفولیپیدهای غشایی محسوب میشود. گزارش شده است که افزایش محتوای پراکسید هیدروژن در دماهای بالا باعث پراکسیداسیون لیپیدهای غشایی و تجمع مالون دیآلدئید شده و بهعنوان یک نشانگر آسیب رادیکالهای آزاد به غشای سلولی تحت شرایط تنش است (Kumar *et al.*, 2011; Hasanuzzaman *et al.*, 2013). بنابراین مالون دیآلدئید بهعنوان یک نشانگر برای بررسی میزان خسارت به غشاهای سلولی در شرایط تنش مورد استفاده قرار میگیرد. افزایش آسیب به غشا و محتوای مالون دیآلدئید به افزایش محتوای پراکسید هیدروژن و سوپراکسید نسبت داده شده است (Mohammed and Tarpley, 2010). در آزمایش حاضر بالابودن میزان تجمع مالون دیآلدئید در رقم شمس نشان میدهد که خسارت اکسیداتیو ناشی از تنش گرمای انتهای فصل بر این رقم بیشتر از سایر ارقام بوده که به دنبال آن باعث خسارت به لیپیدهای غشایی شده است. به نظر میرسد که مجموعهای از سازوکارهای دفاعی مانند بالا بودن فعالیت آنزیمهای آنتی اکسیدانی در رقم لاکومکا و فانتازیا برای کاهش خسارت تنش گرما، بهتر از سایر ارقام بوده است. محتوای مالون دیآلدئید در شرایط تنش گرما همبستگی منفی و معنی داری با عملکرد دانه ($r=-۰/۶۶۲^{**}$) و عملکرد روغن ($r=-۰/۷۵۱^{**}$) داشت (جدول ۵). این همبستگی منفی نشان دهنده اثر مخرب تنش اکسیداتیو بر غشاهای سلولی و تأثیر آن بر میزان تولید دانه و روغن گیاه است. در کاشت دیرهنگام، همبستگی منفی و معنیدار محتوای مالون دی آلدئید با فعالیت کاتالاز ($r=-۰/۷۴۳^{**}$) و سوپراکسید دیسموتاز ($r=-۰/۵۹۱^{**}$) نیز نشان دهنده نقش آنزیمهای آنتیاکسیدانی در کاهش خسارت تنش اکسیداتیو ناشی از دماهای بالا بر گیاه است. افزایش محتوای مالون دیآلدئید در دماهای بالای به دلیل آسیب اکسیداتیو و افزایش تولید پراکسید هیدروژن و رادیکال سوپراکسید در سایر گیاهان زراعی نیز گزارش شده است (Kumar *et al.*, 2011).

جدول ۴- ضرایب همبستگی بین صفات بیوشیمیایی و عملکرد و محتوای روغن دانه ارقام آفتابگردان در کاشت به‌هنگام

Table 4. Correlation coefficients between biochemical traits, seed yield and oil content of sunflower cultivars in optimum sowing time

Plant traits	صفات گیاهی	SY	OC	OY	Chl *a*	Chl *b*	Total Chl	Car	SC	CAT	POD	SOD	MD
Seed yield (SY)	عملکرد دانه	1											
Oil content (OC)	روغن دانه	-0.29ns	1										
Oil yield (OY)	عملکرد روغن	0.865**	0.207ns	1									
Chl *a*	کلروفیل *a*	0.445ns	-0.253ns	0.346ns	1								
Chl *b*	کلروفیل *b*	0.132ns	-0.392ns	-0.156ns	-0.474ns	1							
Total chl	کلروفیل کل	0.432*	0.559*	-0.030 ns	0.090 ns	0.919**	1						
Carotenoids (Car)	کاروتنوئیدها	-0.014ns	0.193ns	-0.100ns	-0.749**	0.774**	0.539*	1					
Soluble carbohydrates (SC)	کربوهیدرات‌های محلول	0.296ns	-0.060ns	0.218ns	-0.525*	0.407ns	0.227ns	0.515*	1				
CAT activity	کاتالاز	0.049ns	-0.550*	0.432ns	-0.542*	-0.238ns	-0.513*	-0.144ns	-0.080ns	1			
POD activity	پراکسیداز	0.640*	-0.010ns	-0.180ns	-0.735**	-0.821**	-0.559*	-0.938**	0.664**	0.068ns	1		
SOD activity	سوپراکسید دیسموتاز	-0.032ns	0.547*	-0.242ns	-0.623*	-0.579*	-0.079ns	-0.657**	0.403ns	0.407ns	0.662**	1	
Malondialdehyde (MD)	مالون دی‌آلدئید	-0.542*	0.322 n.s	-0.648 **	-0.510*	-0.595**	-0.61 1 **	-0.570*	0.631**	0.641**	0.262 n.s	-0.556**	1

ns, * and **: Not significant and significant at 5% and 1% probability levels, respectively

ns، * و **: به‌ترتیب غیرمعنی‌دار، معنی‌دار در سطوح احتمال پنج و یک درصد

جدول ۵- ضرایب همبستگی بین صفات بیوشیمیایی و عملکرد و محتوای روغن دانه ارقام آفتابگردان در کاشت دیرهنگام

Table 5. Correlation coefficients between biochemical traits, seed yield and oil content of sunflower cultivars in late sowing time

Plant traits	صفات گیاهی	SY	OC	OY	Chl *a*	Chl *b*	Total Chl	Car	SC	CAT	POD	SOD	MD
Seed yield (SY)	عملکرد دانه	1											
Oil content (OC)	روغن دانه	-0.390ns	1										
Oil yield (OY)	عملکرد روغن	0.960**	-0.150ns	1									
Chl *a*	کلروفیل *a*	0.459ns	-0.295ns	0.590*	1								
Chl *b*	کلروفیل *b*	0.006ns	-0.284ns	-0.080ns	-0.596*	1							
Total chl	کلروفیل کل	0.576*	0.100ns	0.650**	0.696**	0.160ns	1						
Carotenoids (Car)	کاروتنوئیدها	-0.194ns	-0.250ns	-0.310ns	-0.301ns	-0.090ns	-0.460ns	1					
Soluble carbohydrates (SC)	کربوهیدرات‌های محلول	0.137ns	0.560*	-0.340ns	-0.669**	0.513ns	-0.365ns	0.558*	1				
CAT activity	کاتالاز	0.145ns	-0.248ns	-0.219ns	-0.480*	-0.694**	-0.030ns	-0.470ns	0.290ns	1			
POD activity	پراکسیداز	0.663**	0.398ns	-0.576*	-0.330ns	-0.485*	-0.212ns	-0.307ns	-0.111ns	0.359ns	1		
SOD activity	سوپراکسید دیسموتاز	0.210ns	0.149ns	-0.211ns	-0.554*	-0.413*	-0.475*	-0.137ns	-0.050ns	0.150ns	0.106ns	1	
Malondialdehyde (MD)	مالون دی‌آلدئید	-0.662**	0.308 n.s	-0.751 **	-0.613*	-0.691 **	-0.82 1 **	-0.550*	0.838**	-0.743**	0.242 n.s	-0.591**	1

ns, * and **: Not significant and significant at 5% and 1% probability levels, respectively

ns، * و **: به‌ترتیب غیرمعنی‌دار، معنی‌دار در سطوح احتمال پنج و یک درصد

نتیجه‌گیری

نتایج این تحقیق نشان داد که تنش گرمای ناشی از کاشت تأخیری و دیرهنگام آثار متفاوتی بر ویژگی‌های فیزیولوژیک و بیوشیمیایی ارقام آفتابگردان داشت و در کاشت به‌هنگام آفتابگردان در آبان، مراحل اصلی رشد، به‌ویژه مرحله ظهور طبق و پر شدن دانه‌ها با دماهای مطلوب مواجه شده و فرصت بیشتری برای رشد اندام‌های هوایی و پر شدن دانه برای گیاه فراهم شد. رقم لاکومکا و فانتازیا عملکرد دانه بالاتری داشتند، درحالی‌که با تأخیر در کاشت، به‌ویژه در کاشت دیرهنگام و افزایش دمای محیط، به‌ویژه در مرحلهٔ رشد زایشی، با کوتاه شدن دوره رشد و پر شدن دانه‌ها، عملکرد دانه و روغن کاهش یافت. در شرایط کشت به‌هنگام و تأخیری، خسارت تنش گرما بر ارقام پروگرس و لاکومکا نسبت به سایر ارقام کمتر بود، به عبارت دیگر این دو رقم بیشتر از سایر ارقام واجد شاخص‌های فیزیولوژیک و بیوشیمیایی کارآمد برای تحمل به تنش گرما، مانند محتوای بالای کلروفیل، کاروتنوئیدها، کربوهیدرات‌های محلول و فعالیت بالای آنزیم‌های پراکسیداز، سوپراکسید دیسموتاز و تا حدودی کاتالاز و محتوای کمتر مالون‌دی‌آلدئید بودند. رقم لاکومکا علیرغم کاهش بیشتر عملکرد دانه و روغن در شرایط کاشت تأخیری و دیرهنگام، به‌دلیل برتری در شاخص‌های فیزیولوژیک و بیوشیمیایی کارآمد مانند محتوای کلروفیل، فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدانی و کمتر بودن محتوای مالون دی‌آلدئید، در هر سه زمان کاشت نسبت به سایر ارقام از نظر عملکرد دانه و روغن برتری داشت و برای شرایط کشت‌های به هنگام، تأخیری و دیرهنگام قابل توصیه است. صفات فیزیولوژیک و بیوشیمیایی مورد ارزیابی در این تحقیق نقش مهمی در تحمل تنش گرما در ارقام آفتابگردان داشتند، اگرچه واکنش ارقام مورد مطالعه و نقش سازوکارهای تحمل به تنش در تنش گرمای متوسط و شدید تا حدودی متفاوت بود.

سپاسگزاری

بدینوسیله از معاونت پژوهش و فناوری دانشگاه شهید چمران اهواز که قسمتی از هزینهٔ اجرای این پژوهش را از قرارداد پژوهانهٔ شماره SCU.AA98.96 تأمین کردند، تشکر و قدردانی می‌شود.

منابع مورد استفاده

References

Ariano, S., Bartolomeo, D., Cristos, X. and Andras, M. 2005. Antioxidant defences in olive tree during drought stress changes in activity of some antioxidant enzymes. *Functional Plant Biology*, 32(1), pp.45-53. https://doi.org/10.1071/FP04003

Asada, K. 2006. Production and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts and their functions. *Plant Physiology*, 141(2), pp.391-396. https://doi.org/10.1104/pp.106.082040

Bears, R. F. and Sizer, I. W. 1952. A spectrophotometric method for measuring the breakdown of hydrogen peroxide by catalase. *Journal of Biological Chemistry*, 195, pp.133-140. https://doi.org/10.1016/S0021-9258(19)50881-X

Chen, Z., Cuin, T. A., Zhou, M., Twomey, A., Naidu, B. P. and Shabala, S. 2007. Compatible solute accumulation and stress-mitigating effects in barley genotypes contrasting in their salt tolerance. *Journal of Experimental Botany*, 58, pp.4245-4255. https://doi.org/10.1093/jxb/erm284

Chimenti, C. A. and Hall, A. J. 2001. Grain number responds to temperature during floret differentiation in

sunflower. *Field Crops Research,* 72 (2), pp.177-184. https://doi.org/10.1016/S0378-4290(01)00175-7

Chimenti, C. A., Hall, A. J. and Sol López, M. 2001. Embryo-growth rate and duration in sunflower as affected by temperature. *Field Crops Research,* 69, pp.81-88. https://doi.org/10.1016/S0378-4290(00)00135-0

Cui, L., Li, J., Fan, Y., Xu, S. and Zhang, Z. 2006. High temperature effects on photosynthesis, PS_{II} functionality and antioxidant activity of two *Festuca arundinacea* cultivars with different heat susceptibility. *Botanical Studies,* 47, pp.61-69.

De la Vega, A. J. and Hall, A. J. 2002. Effects of planting date, genotype, and their interactions on sunflower yield. *Crop Science,* 42(4), pp.1191-1201. https://doi.org/10.2135/cropsci2002.1191

Haba, P. D., Mata, D. L., Molina, E. and Agüera, E. 2014. High temperature promotes early senescence in primary leaves of sunflower (*Helianthus annus* L.) plants. *Canadian Journal of Plant Science,* 94(4), pp.659-669. https://doi.org/10.4141/cjps2013-276

Hasanuzzaman, M., Nahar, K. and Fujita, M. 2013. Extreme temperatures, oxidative stress and antioxidant defense in plants, *In:* Abiotic Stress–Plant Responses and Applications in Agriculture, Vahdati, K. and Leslie, C. (Eds.) (Rijeka: InTech), 169–205.-669. https://doi.org/10.5772/54833

Hernández, F., Poverene, M. and Presotto, A. 2018. Heat stress effects on reproductive traits in cultivated and wild sunflower (*Helianthus annuus* L.): evidence for local adaptation within the wild germplasm. *Euphytica,* 214, pp.146. https://doi.org/10.1007/s10681-018-2227-y

Kalantar Ahmadi, S. A. 2023. Effect of autumn sowing date on growth and seed yield of sunflower (*Helianthus annuus* L.) cultivars under environmental conditions of the north of Khuzestan province, Iran. *Iranian Journal of Crop Sciences,* 24(4), pp.335-354. [In Persian]. http://agrobreedjournal.ir/article-1-1271-fa.html

Kalyar, T., Rauf, S., Teixeira Da Silva, J. A. and Shahzad, M. 2014. Handling Sunflower (*Helianthus annus* L.) populations under heat stress. *Archives of Agronomy and Soil Science,* 60(5), pp.655-672. https://doi.org/10.1080/03650340.2013.799276

Killi, D., Raschi, A., and Bussotti, F. 2020. Lipid peroxidation and chlorophyll fluorescence of photosystem II performance during drought and heat stress is associated with the antioxidant capacities of C_3 sunflower and C_4 maize varieties. *International Journal of Molecular Sciences,* 21, pp.4846. https://doi.org/10.3390/ijms21144846

Kumar, S., Kaur, R., Kaur, N., Bhandhari, K., Kaushal, N., Gupta, K., Bains, T. S. and Nayyar, H. 2011. Heat-stress induced inhibition in growth and chlorosis in mungbean (*Phaseolus aureus* Roxb.) is partly mitigated by ascorbic acid application and is related to reduction in oxidative stress. *Acta Physiologiae Plantarum,* 33, pp.2091–2101. https://doi.org/10.1007/s11738-011-0748-2

Meier, U. 2018. Growth stages of mono and dicotyledonous plants: BBCH Monograph. Open Agrar Repositorium, Quedlinburg. https://doi.org/10.5073/20180906-074619

Lee, D. G., Ahsan, N., Lee, S. H. and Kang, K. Y. 2004. A proteomic approach in analyzing heat-responsive

proteins in rice leaves. *Proteomics*, 7, pp.3369-3383. https://doi.org/10.1002/pmic.200700266

Lichtenthaler, H. K. 1987. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods in Enzymology*, 148, pp.350-382. https://doi.org/10.1016/0076-6879(87)48036-1

Mashkina, E. V., Markin, N. V., Usatov, A. V. and Gus'kov, E. P. 2001. Response of mutant sunflower lines to heat shock. *Russian Journal of Plant Physiology*, 48, pp.788-792. https://doi.org/10.1023/A:1012512725926

Mittler, R. 2002. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends in Plant Science*, 7, pp.405-410. https://doi.org/10.1016/s1360-1385(02)02312-9

Mohammed, A. R. and Tarpley, L. 2010. Effects of high night temperature and spikelet position on yield-related parameters of rice (*Oryza sativa* L.) plants. *European Journal of Agronomy*, 33, pp.117-123. https://doi.org/10.1016/j.eja.2009.11.006

Nakano, Y. and Asada, K. 1981. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts. *Plant and Cell Physiology*, 22, pp.867-880. https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.pcp.a076232

Rondanini, D., Mantese, A., Savin, R. and Hall, A. J. 2006. Responses of sunflower yield and grain quality to alternating day/night high temperature regimes during grain filling: effects of timing, duration and intensity of exposure to stress. *Field Crops Research*, 96, pp.48-62. https://doi.org/10.1016/j.fcr.2005.05.006

Salehi, F., Rahnama, A., Meskarbashee, M., Mehdi Khanlou, K. and Ghorbanpour, M. 2023. Physiological and metabolic changes of safflower (*Carthamus tinctorius* L.) cultivars in response to terminal heat stress. *Journal of Plant Growth Regulation*, 42, pp.6585–6600. https://doi.org/10.1007/s00344-023-10911-6

Sheligl, H. Q. 1986. Die verwertung orgngischer souren durch chlorella lincht. *Planta*, pp.47-51. DOI:10.1007/BF01935418

Silveria, J. A. G., Sandro, S. A. M., Lima, J. P. M. S. and viegas, R. A. 2009. Roots and leaves display contrasting osmotic adjustment mechanisms in response to NaCl-salinity in *Atriplex nummularia*. *Environmental and Experimental Botany*, 66(1), pp.1-8. https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2008.12.015

Slauenwhite, K. L. I. and Qaderi, M. M. 2013. Single and interactive effects of temperature and light quality on four canola cultivars. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 199, pp.286-298. https://doi.org/10.1111/jac.12014

Smith, I., Vierheller, T. V. and Thorne, C. A. 1988. Assay of glutathione reductase in crude tissue homogenates using 5, 5-Dithiobis (2-nitrobenzoic Acid). *Analytical Biochemistry*, 175, pp.408-413. https://doi.org/ 10.1016/0003-2697(88)90564-7

Soengas, P., Rodríguez, V. M., Velasco, P. and Cartea, M. E. 2018. Effect of temperature stress on antioxidant defenses in *Brassica oleracea*. *ACS Omega*, 3(5), pp.5237-5243. httpps://doi.org/10.1021/acsomega.8b00242

Stewart, R. C. and Bewley, J. D. 1980. Lipid peroxidation associated with accelerated aging of soybean axes. *Plant Physiology*, 65, pp.245-248. https://doi.org/10.1104/pp.65.2.245

Wilson, R. A., Sangha, M. K., Banga, S. S., Atwal, A. K. and Gupta, S. 2014. Heat stress tolerance in relation to

oxidative stress and antioxidants in *Brassica juncea*. *Journal of Environmental Biology,* 35, pp.383-387. PMID: 24665766

Zhang, J., Jiang, F., Yang, P., Li, J., Yan, G. and Hu, L. 2015. Responses of canola (*Brassica napus* L.) cultivars under contrasting temperature regimes during early seedling growth stage as revealed by multiple physiological criteria. *Acta Physiologiae Plantarum,* 37, pp.7. https://doi.org/10.1007/s11738-014-1748-9